Zur geographischen Verbreitung der Eriocaulaceen.

Von

W. Ruhland.

Wenn es der Verf. unternimmt, in den nachfolgenden Zeilen eine außerhalb seines gewöhnlichen Forschungsgebietes liegende Frage zu behandeln, so leitet ihn hierbei der Wunsch, dem Jubilar auch seinerseits ein kleines Zeichen des Dankes darzubringen und ein, wenn auch bescheidenes Zeugnis dafür abzulegen, daß die Eindrücke, die er als sein Schüler und Assistent einst in sich aufgenommen, durch eine spätere andersartige wissenschaftliche Weiterentwicklung keineswegs verdrängt worden sind.

Diese Sachlage soll andererseits entschuldigen, daß hier nicht mehr geboten wird als ein knapper Ausblick auf die dem Verf. in verbreitungsgenetischer Hinsicht am wichtigsten erscheinenden Momente. Alle systematischen Einzelheiten sind aus meiner Monographie der Familie[1]) zu ersehen, wo übrigens auch schon der sich bei Überblickung des gesamten Materials aufdrängenden Anschauung über die mutmaßliche Verbreitungsgeschichte der Familie ganz kurz Erwähnung getan ist. Unter den dort, wie gesagt, nur ziemlich flüchtig angedeuteten Gesichtspunkten soll hier das Material übersichtlich geordnet und etwas näher betrachtet werden.

Bevor wir in diese Betrachtung eintreten, sind folgende Gesichtspunkte im Auge zu behalten: Zunächst die Einförmigkeit der Familie in bezug auf die Standortsansprüche. Vor allem Sümpfe, Moore, feuchte Wiesen, Bäche, Flußufer und ähnliche Örtlichkeiten werden ganz überwiegend bevorzugt; selten sind typische, dauernd untergetauchte Wasserpflanzen mit lang flutendem, gleichmäßig und schmal beblättertem Stengel. Nur von einigen, wesentlich südamerikanischen und bezüglich der Verbreitungsgeschichte der Familie unwesentlichen Paepalanthoideen werden von den Sammlern trockene Kamps oder felsige bezw. kiesige wasserarme Standorte angegeben. Inwieweit es sich hier um wirklich dauernd trockene Örtlichkeiten handelt, läßt sich daraus nicht ersehen. In vereinzelten Fällen kommen aber wohl

1) W. Ruhland: *Eriocaulaceae* (Pflanzenreich IV, 30, 1903, 294 Seiten).

auch solche in Frage, an welche die betreffenden Arten durch dichte, seidig-angedrückte oder wollige Behaarung der Blätter usw. angepaßt erscheinen.

Auch bezüglich der Höhenlage der Standorte herrscht offenbar ziemliche Einförmigkeit. Die meisten Arten sind Gebirgsbewohner und bevorzugen mittlere Höhen. Als typische Hochgebirgspflanzen dürften nur ganz wenige Paepalanthoideen der kalten Paramos in den Anden von Kolumbien und Venezuela, sowie manche *Eriocaulon*-Arten des Himalaya zu bezeichnen sein. Dagegen kommt eine große Anzahl von Arten auch als Bewohner der Niederungen, heißen Küstenregionen und Flußtäler der Tropen in Frage, bezw. steigt in solche herab, sofern ihnen die Standorte sonst zusagen.

Fast alle Eriocauloideen sind dem Leben auf feuchtem Substrat und in feuchter Luft durch ihren Spaltöffnungsapparat, ein extrem entwickeltes Durchlüftungsgewebe der »gefensterten«, dünnhäutigen Blätter, so einseitig angepaßt, daß sie auch nur zeitweilige Trockenheit meist nicht vertragen werden. Sie sind fast alle einjährige mehr oder weniger vergängliche Pflanzen von rosettigem oder grasigem Wuchs.

Dies gilt auch von vielen Paepalanthoideen; wir finden unter diesen aber auch zahlreiche dauerhaftere, stattlichere Formen, die namentlich, wenn sich ihr Stengel verlängert, derber gebaut sind, starre, dickliche Blätter mit unverkennbar xeromorphen Zügen haben, was wohl vielfach auf eine Anpassung an das zeitweise Austrocknen der Sümpfe, feuchten Kamps usw. nach Aufhören der Regenzeit hindeutet.

Die Bestäubungsweise ist wohl bei allen Arten der Familie die gleiche. Da wenig Sicheres darüber bekannt ist und sich Anhaltspunkte für unsere Fragen daraus nicht ergeben, braucht nicht näher darauf eingegangen zu werden.

Auch die Verbreitungsweise wird bei allen Arten der Familie die gleiche sein. Alle haben Kapseln mit zwei oder drei Fächern, welche je einen in allen Fällen wesentlich gleichgebauten Samen enthalten. Darüber, wie diese verbreitet werden, ist nichts Näheres bekannt. Da sie sehr klein und leicht sind, werden sie u. a. durch starke Luftströmungen eine Strecke weit fortgetragen werden können. Daß die aus den Verdickungsleisten der äußeren Testazellschicht durch Desorganisation hervorgehenden und mit Widerhäkchen versehenen »Scheinhaare« eine besondere Verbreitung durch Tiere ermöglichen sollten, ist nicht anzunehmen, da die »Haare« viel zu winzig sind und auch meist viel zu dicht stehen, um ein gutes Festhaften zu ermöglichen. Dagegen halten sie die Luft kapillar fest und ermöglichen so wohl z. T., daß die Samen vom Wasser eine Weile schwimmend fortgetragen werden können. — Die Dauer der Keimfähigkeit betrug bei einigen eigenen Aussaatversuchen mit mehreren *Paepalanthus*- und *Eriocaulon*-Arten in unseren Breiten nur wenige Monate.

Ebenfalls große Übereinstimmung in der weit überwiegenden Mehrzahl der Fälle herrscht in dem wichtigen Punkte, daß das von den einzelnen

Arten besiedelte Areal ein ziemlich beschränktes ist. Nur verhältnismäßig sehr wenige können als »eurytop« bezeichnet werden.

Nach alledem werden für unsere Zwecke infolge ihrer Gleichförmigkeit weder die Verbreitungsorgane, noch die vegetativen Teile eine Rolle spielen, sondern wir werden uns außer an die Tatsachen der heutigen Verbreitung vor allem an die näheren systematischen Verwandtschaftsverhältnisse, für welche der Bau und speziell die ganze Organisationsstufe der Blütenorgane entscheidend ist, zu halten haben.

Die Untersuchung der in den oft überraschend kompositenähnlichen Köpfchen dicht gedrängten Blüten ist freilich wegen deren Winzigkeit eine mühsame, zeitraubende Arbeit, die oft den Gebrauch des zusammengesetzten Mikroskops beim Präparieren erfordert und früher vielfach vernachlässigt wurde.

Betrachten wir zunächst die natürliche Unterfamilie der *Paepalanthoideae* etwas näher. Hier sind die Verhältnisse durchsichtiger, weil schon sowohl die Artenzahl wie die Mannigfaltigkeit der Typen auf eine außerordentliche Prävalenz Süd-Amerikas weisen. Von sieben Gattungen sind sechs dort vertreten. Nur die kleine Gattung *Lachnocaulon* Kunth mit etwa 4—6 Arten[1]) kommt allein in Nord-Amerika vor. Dagegen sind die Gattungen *Leiothrix* Ruhl. mit 30, *Blastocaulon* Ruhl. mit 3 und *Philodice* Mart. mit 2 Arten ganz auf Süd-Amerika beschränkt. Die monotype Gattung *Tonina* Aubl., eine Wasserpflanze, kommt außer in Süd-Amerika auch noch auf Cuba und Trinidad vor. Von der großen, etwa 225 Arten umfassenden Gattung *Paepalanthus* Mart. sind nur etwa 8 Arten aus Westindien und neuerdings noch 2 Arten aus Afrika bekannt geworden, alle anderen kommen nur in Süd-Amerika vor; ähnliches gilt für die zweitgrößte Gattung der Unterfamilie, *Syngonanthus* Ruhl., von der etwa 78 Arten bekannt sind. Sie entsendet von diesen nur eine nach Nordamerika, zwei nach Westindien und nach dem afrikanischen Festland sechs, sämtlich indigene Arten.

Wir wollen nun etwas näher auf die Verbreitung eingehen. Wenn man zunächst die südamerikanischen Paepalanthoideen bezüglich ihrer engeren Heimat ins Auge faßt, so kann kein Zweifel obwalten, daß die zentralen und noch mehr die östlicheren Teile des mittelbrasilischen Berglandes, also vor allem die Provinz Minas Geraes mit Rio de Janeiro, dem größten Teil von Goyaz und den anstoßenden Gebieten von Matto Grosso ein Zentralgebiet für die Unterfamilie darstellen, welches die bei weitem größte Fülle der Arten und Typen beherbergt.

Von etwa 18 größeren und kleineren Untergruppen der Gattung *Paepalanthus* fehlt dort keine einzige, und von ihnen hat nur eine (*Platycaulon*

---

1) In meiner Monographie (S. 240) sind 4 Arten aufgeführt; in der gleichzeitig (1903) erschienenen Flora of the south east. Unit. St. (S. 236) sind 3 neue Arten beschrieben, die mir nicht bekannt sind.

Koern. § *Conferti* Ruhl.) nicht dort, sondern mit etwa der doppelten (14) Zahl übrigens sehr nahe verwandter Arten in den kolumbischen und venezolanischen Anden ihren Hauptverbreitungsbezirk. Die kleine Zahl (etwa 8) Arten, die, wie erwähnt, in Westindien sich finden (Cuba, Sto. Domingo, Trinidad), schließen sich alle aufs engste an diejenigen Mittelbrasiliens an.

Bis vor kurzem war die Gattung mit Sicherheit[1]) nur aus Amerika bekannt. Neuerdings hat Lecomte[2]) den vor allem im nördlichen tropischen Süd-Amerika und in Westindien, aber auch in Goyaz usw. verbreiteten *P. Lamarckii* Kunth auch für das französische Kongogebiet angegeben, und es wäre dann diese Art vorläufig die einzige[3]) der ganzen Familie, die Afrika und das amerikanische Gebiet gemeinsam besäßen. Außerdem hat derselbe Autor für den Kongo noch eine eigene, auch mit denen des Zentralgebietes eng verwandte Art, *P. sessilis* beschrieben, die mir leider nicht bekannt ist.

Dafür sind aber auf der anderen Seite 12—15 Gruppen, je nach der Abgrenzung, ausschließlich im mittelbrasilischen Zentralgebiet vertreten.

Ganz auf Süd-Amerika beschränkt ist, wie erwähnt, die Gattung *Leiothrix* Ruhl. Nur eine Art, die im ganzen Brasilien weit verbreitete *L. flavescens* (Bong.) Ruhl. dringt nördlich bis Guyana vor, 2 Arten der Untergattung *Calycocephalus* Koern. sind bisher nur in den Staaten Bahia und und Pernambuco gefunden worden, alle anderen der Gattung aber fast nur auf das genannte Zentralgebiet eingeengt.

Viel weiter als diese letztere und auch etwas weiter als *Paepalanthus* strahlt die Gattung *Syngonanthus* Ruhl. aus, doch fällt auch ihr Schwerpunkt dorthin. Von den 6 Untergattungen ist nur eine monotype, *Chalarocaulon* Ruhl., dem nördlichen Süd-Amerika vom Amazonasgebiet an eigen. Die Untergattung *Carphocephalus* Koern. ist ebendort ein wenig stärker, mit 5 indigenen Arten vertreten, eine weit verbreitete, *S. caulescens* (Poir.) Ruhl., kommt sowohl dort wie im mittelbrasilischen Bergland vor. Aus diesem sind 4 indigene Arten bekannt, und endlich eine, *S. rhizonema* Ruhl., ist bisher nur in São Paulo gefunden worden. Von den 13 Arten der Untergattung *Eulepis* Bong. sind nur zwei außerhalb des mittleren und südlichen Berglandes verbreitet und Guyana eigen. Das monotype Subgenus *Hydrocaulon* Ruhl. ist ganz auf Minas beschränkt, von *Thysano cephalus* Koern. sind 2 Arten bisher nur in Bahia gefunden; die übrigen sieben finden sich alle im mittleren Bergland.

Die erwähnte weitere Ausstrahlung der Gattung kommt somit ganz auf Rechnung der Sektion *Dimorphocaulon* Ruhl., das freilich auch mit etwa 23 von 42 Arten seinen Mittelpunkt in Minas, Goyaz usw. hat. Die

1) Über *P. repens* (Lam.) Koern., den Koernicke von Réunion angibt, vgl. meine Monographie S. 176.

2) Bull. de la soc. botan. de France 55, 1908, 595.

3) Über *Eriocaulon Sieboldianum* Sieb. et Zucc. vgl. weiter unten.

Sektion habe ich aus den alten Koernicke'schen Untergattungen *Psilocephalus* und *Andraspidopsis* vereinigt, da sie, obwohl natürliche Verwandtschaftskreise umfassend, durch Übergänge verbunden sind. Während der durch seine terminal an besonderen, eigentümlichen Seitenzweigen vereinte Schäfte charakterisierte letzte Formenkreis hauptsächlich (mit 12 Arten) im mittelbrasilischen Bergland und dem Staate Piauhy zu Hause ist (nur 2 Arten finden sich nordwärts des Amazonas), ist *Psilocephalus* unter allen Paepalanthoideen durch sechs in Afrika indigene Arten ausgezeichnet, nämlich je eine (*S. Wahlbergii*) am Kap und im Kongogebiet, zwei (*S. ngoweensis* Lecomte und *Chevalieri* Lec. aus Französisch-Kongo, und ebensoviele (*S. Welwitschii* und *S. Poggeanus* Ruhl.) in Westafrika. Auch innerhalb Amerikas ist die Verbreitung der Gruppe eine weite: Wir finden je eine Art im südlichen Nord-Amerika, in Bolivia, Peru, zwei auf Cuba, vier in Guyana indigene Arten, wohin außerdem noch eine in Mittelbrasilien weit verbreitete Art (*S. gracilis* [Koern.] Ruhl.) hinaufreicht; die übrigen (15) Arten haben im mittleren Bergland und in Piauhy ihre Heimat.

Es erübrigen nur noch drei kleine Paepalanthoideengattungen, von denen *Blastocaulon* Ruhl. mit 3 Arten ganz auf Minas beschränkt ist; *Philodice Hoffmannseggii* Mart. ist von Minas nordwärts durch ganz Brasilien bis in das untere Orinokogebiet verbreitet, die andere Art der Gattung, *Ph. cuyabensis* (Bong.) Koern. bisher nur aus Matto Grosso bekannt geworden. *Tonina fluviatilis* Aubl. endlich hat ihren südlichsten Fundort in Bahia und ist im gesamten von hier nördlich gelegenen Gebiet Süd-Amerikas verbreitet und, wie erwähnt, auch auf Trinidad und Cuba gefunden worden.

Die aus allen diesen Daten hervorgehende ganz außerordentliche Prävalenz des mittelbrasilischen Berglandes in bezug auf Artenzahl und Mannigfaltigkeit der Typen drängt schon geradezu die Vorstellung auf, daß hier der eigentliche Heimats- und Ursprungsbezirk der Unterfamilie zu finden sein möchte. Diese Vermutung erhält eine wesentliche Stütze dadurch, daß die außerhalb dieses Gebietes einheimischen und namentlich die außerbrasilischen Arten bei näherer Betrachtung zu einem großen Teile sich in irgendeiner Beziehung als reduzierte und vorgeschrittene, offenbar wohl phylogenetisch jüngere Formen erweisen und ihre Standorte somit, im Rahmen der Gesamtverbreitung betrachtet, wohl als später besiedelte angesehen werden dürfen.

So erweist sich *Tonina* durch die zu winzigen, langbehaarten Läppchen gewordenen Petalen der ♀ Blüte als ein reduzierter *Paepalanthus*. Auch die eigenartigen konstanten Verwachsungserscheinungen von Stammachse und Blütenschaft erweisen diesen Typus als einen abgeleiteten. In noch höherem Maße gilt dies von *Lachnocaulon*, wo die Petalen der ♂ Blüte ganz fehlen und in der ♀ Blüte vollständig »in Haare aufgelöst« erscheinen. *Philodice* endlich stimmt durch die miteinander verwachsenen Petalen der

♀ Blüte mit *Syngonanthus* überein, es ist hier aber das dem dritten vorderen Lappen des inneren Perigons opponierte Staubblatt geschwunden, so daß nur noch 2 Staubblätter auftreten.

Betrachten wir die großen Paepalanthoideengattungen, so haben wir hier zu prüfen, ob die außerhalb des mittelbrasilischen Berglandes verbreiteten Arten ihren dort beheimateten Artgenossen gegenüber irgendwelche progressiven Merkmale aufweisen. In Anbetracht des starren Blütentypus innerhalb jeder Gattung und der oben hervorgehobenen Gleichförmigkeit der Standortsverhältnisse müßte ein solches Verhalten um so schwerer wiegen. Das Merkmal, das ich, wie ich bereits in meiner Monographie (S. 21) angedeutet habe, geneigt bin, in dieser Beziehung ins Treffen zu führen, bezieht sich auf die Ausbildung der sog. »Appendices« des Griffels, jener merkwürdigen, in ihrer Bedeutung und morphologischen Natur rätselhaften dorsalen Effiguration der Carpelle, die man früher fälschlich für Narben hielt; diese befinden sich indessen, in gleicher Zahl, in commissuraler Stellung, alternieren also mit jenen. Näheres darüber wolle man in meiner Monographie nachlesen (S. 16). Sie sind für alle Gattungen der Paepalanthoideen charakteristisch und fehlen nur in vereinzelten Fällen, während sie den Eriocauloideen, wie ich sie nach anderen wichtigen Merkmalen abgrenze, durchweg fehlen. Daß sie in diesen Fällen bei den Paepalanthoideen durch sekundären Abort geschwunden sind, ergibt sich schon aus der überaus nahen Verwandtschaft der betreffenden Arten zu anderen, mit Appendices versehenen, sowie daraus, daß bei jenen, wie bei diesen, die Narben commissural stehen, während sie bei den durch ihre Staubblattzahl usw. ursprünglicheren und stets primär anhängselfreien Eriocauloideen auch stets dorsal orientiert sind.

Eine Durchsicht der Arten der großen Paepalanthoideengattungen *Paepalanthus, Leiothrix* und *Syngonathus* zeigt nun ziemlich auffällige Verhältnisse. Die Gebilde fehlen bei im ganzen etwa 22, d. i. 6,5 % der Arten der drei Gattungen zusammengenommen. Bei *Paepalanthus* fehlen die Appendices unter ungefähr 225 nur bei etwa 8 Arten[1]), nämlich bei *P. scirpeus* Mart., *bifidus* (Schrad.) Kunth (z. T.), *parvus* Ruhl., *cearaensis* Ruhl., *viridis* Koern., *perpusillus* Kunth, *myocephalus* (Mart.) Koern. und *sessilis* Lecomte. Von diesen ist nur das an erster Stelle genannte auf das Zentralgebiet (Minas) beschränkt. *P. bifidus* und *myocephalus* gehen weiter nördlich, die übrigen sind im nördlicheren Südamerika bezw. in Afrika indigen. Bei *Leiothrix* sind etwa unter 29 Arten die Anhängsel nur bei 2 außerhalb des Zentralgebietes gefundenen, nämlich bei *L. hirsuta* (Wikstr.) Ruhl. var. *Blanchetiana* (Koern.) Ruhl. aus Bahia und *L. Arechavaletae* Ruhl. aus Uruguay, fehlgeschlagen.

1) Von manchen Arten sind die weiblichen Blüten bisher nicht oder nur unvollständig bekannt. Sie sind in der obigen Darstellung vorläufig als regelmäßig gebaut angenommen worden.

In der (u. a. durch Verwachsung der Petalen der weiblichen Blüte von *Paepalanthus* abzuleitenden) Gattung *Syngonanthus* fehlen die Appendices unter etwa 78 bei 11 Arten, also bei etwa 14%. Von diesen kommt keine einzige im Zentralgebiet, sondern eine (*S. chrysanthus* Ruhl.) in Rio grande do Sul, eine in Nord-Amerika (*S. flavidulus* Ruhl.), sechs (*S. heteropeplus* [Koern.] Ruhl., *simplex* [Miq.] Ruhl., *Huberi* Ruhl., *Leprieurii* [Koern.] Ruhl., *anomalus* [Koern.] Ruhl., *macrocaulon* Ruhl.) in Guayana, Venezuela und dem Amazonasgebiet, zwei (*S. androsaceus* [Gris.] Ruhl. und *lagopodioides* [Gris.] Ruhl.) auf Cuba und eins (*S. Schlechteri* Ruhl.) in Afrika vor.

Wenn wir sämtliche innerhalb und außerhalb des von uns angenommenen Ursprungsgebiets heimische Arten der drei Gattungen betrachten, so machen diejenigen ohne Appendices unter den ersteren etwa 0,8%, unter den letzteren 21,1% aus. Für *Paepalanthus* betragen diese Zahlen 1,1% bzw. 14,6%, für *Leiothrix* 0% bzw. 25% und für *Syngonanthus* 0% bzw. 29,5%.

Nach alledem gewinnt die Vermutung, daß das mittelbrasilische Bergland das älteste Siedelungsgebiet der Unterfamilie darstellt, wohl an Wahrscheinlichkeit, da unter den Endemen der anderen Gebiete mehr oder minder deutlich progressiv entwickelte Elemente relativ auffallend vertreten sind, so daß diese also Emanationen der dortigen älteren Elemente darstellen würden. Dies ließe sich für die einzelnen Gruppen in der hervorgehobenen Weise unschwer näher ausführen, wir wollen uns aber mit diesen Andeutungen begnügen.

Unübersichtlicher liegen die Dinge in der Unterfamilie der Eriocauloideen. Die weitaus meisten Arten der großen Gattung, die durch ihren poppelten Staubblattkreis und die freiblätterigen Blütenhüllen den Grundtypus der Familie bilden, schließen sich zu einem engmaschigen Formennetz, einem kaum entwirrbaren »Schwarm« zusammen.

Werfen wir einen flüchtigen Blick auf die Gesamtverbreitung der Gattung, so zeigt dieser etwa folgendes: aus Nordamerika, namentlich den südlichen und östlichen Vereinigten Staaten, sind 6 Arten bekannt, von denen eine, *E. septangulare* With. sich auch in Schottland und Irland findet. Von den 8 mexikanischen Arten ist eine Hochgebirgsbewohnerin, *E. microcephalum* H.B.K., auch in den Anden von Ecuador gefunden worden. Unter den 7 westindischen Arten, und zwar auf Cuba findet sich auch das im Wasser lang flutende *E. melanocephalum* Kunth, welches in Süd-Amerika, von Guyana bis Süd-Brasilien verbreitet ist. Vom südamerikanischen Kontinent sind bisher 41 Arten bekannt, von denen nur 5 in Venezuela und Guyana, 1 in Peru, die übrigen aber alle im mittleren und südöstlichen Brasilien stationiert sind.

Keine dieser Arten reicht auf den afrikanischen Kontinent hinüber, andererseits ist aber auch nirgends ein schärferer systematischer Einschnitt

wahrnehmbar. Die 39 Arten des afrikanischen Festlandes verteilen sich auf das große Gebiet etwa von Abessinien im Osten und Senegambien im Westen einschließlich, nach Süden bis ins Kapgebiet hinein. Von ihnen ist nur *E. Sieboldianum* Sieb. et Zucc. im weiteren Sinne eurytop, es reicht vom zentralafrikanischen Seengebiet über Ostindien, Ceylon, die Philippinen, China, Japan bis nach Australien. Wahrscheinlich sind aber mit dieser Art auch *E. amboënse* Schinz aus Deutsch-Südwestafrika, *E. Heudelotii* N.E.Br. aus Senegambien, *E. longirostrum* Alv. Silv. aus Mittelbrasilien und *E. bilobatum* Morong aus Mexiko zu vereinigen.

Madagaskar und die Maskarenen haben unter ihren 10 Arten[1]) eine Wasserpflanze, *E. bifistulosum* van Heurck et Müll. Arg. mit dem afrikanischen Festland gemeinsam, sowie eine, *E. trilobum* Buch.-Ham., die einerseits auf der Insel Sansibar gefunden wurde und anderseits auch in Ostindien und Ceylon verbreitet ist. *E. longifolium* reicht von hier durch Ostindien bis China und zu den großen Sundainseln. Die übrigen Arten sind indigen und z. T., wie *E. Hildebrandtii* Koern. und *E. heterochiton* Koern. recht eigenartig entwickelt.

Auf dem asiatischen Festlande sind Ostindien, das östliche und mittlere China die Hauptverbreitungsgebiete der Gattung. Nur eine (indigene) Art (*E. ussuriense*) ist in der Mandschurei gefunden worden. Ziemlich reich an Arten ist Japan, die z. T. auch in China verbreitet sind, ferner Ceylon, das sich ganz an Ostindien anschließt. Was die großen Sundainseln, Java, Borneo, Sumatra anbelangt, so sind zunächst außer den schon oben genannten weit verbreiteten Arten noch *E. truncatum* Ham. und *E. sexangulare* L. zu erwähnen, die diese Gebiete mit dem asiatischen Kontinent gemeinsam haben. Die übrigen 3 Arten derselben sind indigen. Ähnlich liegen die Dinge für die Philippinen. Die Summe aller asiatischen Arten dürfte etwa 68 betragen.

Von den australischen Arten sind die mit dimeren Blüten (6 Arten) ganz auf den tropischen Norden beschränkt. Diese wie die übrigen australischen schließen sich den anderwärts heimischen aber in jeder Beziehung nahe an. Sie sind fast alle indigen (ausgenommen das oben erwähnte *E. Sieboldianum* und das auch in Ostindien verbreitete wasserbewohnende *E. setaceum* L.[2]). Die (8—9) Arten mit dreizähligen Blüten verteilen sich auf den tropischen Norden und den Osten bis zur östlichen Südküste. Aus Westaustralien und dem Inneren sind bisher keine Arten bekannt geworden.

---

1) Von Lecomte (Bull. de la Soc. botan. de France 55 [1908] 572) werden für Madagaskar außer den oben und in meiner Monographie dafür angegebenen Arten noch *E. Dregei* Hochst. aus SO.-Afrika und *E. zambesiense* Ruhl. von Nyassaland und noch eine neue indigene, *E. Thouarsii* Lec. namhaft gemacht.

2) Die spezifische Unterscheidung der langstengeligen Wasserarten ist aber keine ganz sichere.

Wenn wir uns nun in der bei den Paepalanthoideen geübten Weise auch bei den *Eriocaulon*-Arten nach Charakteren umsehen, die uns ein gewisses genetisches Verständnis der Verbreitung ermöglichen könnten, so ist die Ausbeute ziemlich reich. Soviel ist allerdings sicher, daß die Gattung mit gleichwertigen Formen schon lange auf einem recht weiten die Neue und einen Teil der Alten Welt umfassenden Areal vertreten ist. Von welchen Zentren aus eventuell diese Besiedelung stattgefunden haben könnte, dafür liefert uns wieder eine genauere morphologische Betrachtung Anhaltspunkte.

Zunächst können wir mit Sicherheit sagen, daß die Arten Japans mit trimeren Blüten, mit alleiniger Ausnahme des, wie erwähnt, auch aus Ostindien und China bekannten *E. cristatum* Mart., scharf charakterisierte, progressive Endemismen darstellen. Bei ihnen[1]), und zwar bei 9 Arten[2]) insgesamt, finden wir statt der regelmäßigen 3 Sepalen ein einheitliches, spathaförmiges, vorn bis nahe an die Basis offenes Verwachsungsgebilde, nicht nur, wie es auch sonst öfter vorkommt, in der männlichen, sondern auch in der weiblichen Blüte.

Sodann erfordern gerade wegen der sonstigen starren Einförmigkeit des Blütenbaues die verhältnismäßig nicht sehr zahlreichen Arten mit Reduktionserscheinungen der trimeren Blüten unsere besondere Beachtung.

Diese Reduktionen erstrecken sich vor allem auf die Ausbildung der Sepalen und zwar besonders häufig auf diejenigen der weiblichen Blüte. Schließlich können auch diejenigen der männlichen und eventuell auch noch die Petalen der weiblichen Blüte schwinden.

Bei den wie gesagt besonders häufigen Reduktionen der Sepalen der weiblichen Blüte können wir zwei Stufen unterscheiden:

1. Die Sepalen werden ungleich ausgebildet. Die beiden vorderen werden breit, ausgehöhlt, mehr oder minder kahnförmig, häufig mit einem geflügelten Kiel auf dem Rücken und schließen in der Jugend die Blüte vollständig ein. Ihnen gegenüber erscheint das unpaare, hintere Sepalum mehr oder minder weitgehend reduziert, flach, dünnhäutig, schmal, vielfach auch bedeutend kürzer.

2. Das unpaare Sepalum schwindet gänzlich, nur die beiden vorderen sind ausgebildet.

Unter den etwa 45 amerikanischen Arten mit trimeren Blüten finden wir nun auffallenderweise nur ein einziges, *E. Kunthii* Koern. aus Brasilien, welches deutlich den ersten Reduktionsschritt zeigt, und keines, das dem genannten zweiten Stadium entspricht. Zu erwähnen ist aber hier noch *E. griseum* Koern. von Piauhy, bei dem die Sepalen und Petalen der

---

1) Außerdem auch bei *E. Faberi* Ruhl. aus China.

2) Außer den in meiner Monographie genannten vergl. noch *E. atrum* Nakai Repert. nov. sp. 9, 5. 46.

weiblichen Blüte zu winzigen langbehaarten Zipfelchen rückgebildet erscheinen.

Auf dem afrikanischen Festland, nach Osten schreitend, haben wir dagegen unter etwa 41 Arten mit sonst regelmäßigen trimeren Blüten schon 10 Arten (*E. Hanningtonii* N.E.Br., *submersum* Welw., *pumilum* Afzel., *pulchellum* Koern., *subulatum* N.E.Br., *Buchananii* Ruhl., *andongense* Welw., *matopense* Rendle, *fulvum* N.E.Br. und *Welwitschii* Rendle), welche das erstgenannte und 3 Arten (*E. senegalense* N.E.Br., *plumale* N.E.Br. und *maculatum* Schinz), welche das zweite Stadium der Reduktion darstellen. An die letzteren sind noch *E. Schlechteri* Ruhl., bei dem nur in der männlichen Blüte ein Sepalum fehlt, sowie *E. Ruhlandii* Schinz anzuschließen, bei welchem dies in der männlichen wie in der weiblichen der Fall ist.

Auf den Maskarenen würde unter 12 trimeren Arten das schon für das Festland erwähnte *E. zambesiense* Ruhl. dem ersten Stadium entsprechen; dazu kämen *E. heterochiton* Koern. mit nur 2 Sepalen der männlichen Blüte sowie *E. Hildebrandtii* Koern., bei dem ebenfalls ein Sepalum in der männlichen Blüte fehlt; die weibliche Blüte ist hier merkwürdigerweise regelmäßig dimer gebaut. Schließlich ist noch *E. apiculatum* Lecomte zu erwähnen mit nur je zwei Sepalen der sonst regelmäßig trimeren männlichen und weiblichen Blüten.

Eine weitere Zunahme der reduzierten Arten finden wir im indischen und Monsungebiet. Von etwa 52 Arten mit trimeren Blüten wären etwa 11, (*E. gregatum* Koern., *mitophyllum* Hook. f., *atratum* Koern., *pseudoquinquangulare* Ruhl., *heterolepis* Steud., *Wightianum* Mart., *gracile* Mart., *Brownianum* Mart., *cristatum* Mart., *xeranthemum* Mart., und besonders das javanische *E. Zollingerianum* Koern.) zu nennen, die dem ersten Stadium, und 1 Art (*E. odoratum* Dalz.), die dem zweiten Stadium entspräche. An die letztgenannte sind aber noch folgende (11) Arten anzureihen, bei denen nicht nur in der weiblichen, sondern auch in der männlichen Blüte das unpaare Sepalum geschwunden ist: *E. cuspidatum* Dalz., *bombayanum* Ruhl., *eurypeplon* Koern., *Thwaitesii* Koern., *Neesianum* Koern., *Vanheurckii* Muell. Arg., *Duthiei* Hook. f., *echinulatum* Mart., *truncatum* Ham., *Hamiltonianum* Mart. und *minimum* Lam. Den Beschluß machen endlich zunächst *E. sexangulare* L., mit nur zwei verwachsenen Sepalen der männlichen Blüte, und drei noch weiter reduzierte Typen: *E. minutum* Hook. f., bei dem in der weiblichen Blüte nicht nur das hintere Sepalum, sondern auch die drei Petalen vollständig geschwunden sind, *E. achiton* Koern., bei dem auch noch das unpaare Sepalum der männlichen Blüte fehlt, und *E. Merrillii* Ruhl., bei welchem alle Sepalen der weiblichen Blüte unterdrückt sind.

Wir gelangen schließlich zu Australien. Betrachten wir die etwa 8 Arten mit trimeren Blüten, so wären 2, nämlich *E. australe* R.Br., *scariosum* Smith und vielleicht auch die nicht so eingehend beschriebenen *E. tortuosum* F. Muell. und *E. Schultzii* Benth., welche mir nicht zur Ver-

fügung standen, dem ersten Stadium zuzurechnen. Dem zweiten gehören 3 Arten, nämlich *E. Carsonii* F. Muell., das z. T. auch noch 3 Sepalen ausbildet, ferner *E. pusillum* R.Br. und *E. pallidum* R.Br., die auch in der männlichen Blüte nur noch zwei Sepalen zeigen, an. Endlich kommt noch dazu *E. australasicum* Koern., bei dem alle Sepalen und Petalen der weiblichen Blüte geschwunden sind. Es würden also in Australien, wenn wir von den beiden oben genannten, nicht genügend bekannten Arten absehen, alle Arten mit trimeren Blüten deutliche Reduktionserscheinungen aufweisen.

Wir müssen schließlich das merkwürdige *E. Sieboldianum* Sieb. et Zucc. noch erwähnen, bei welchem die Petalen der weiblichen Blüte ganz abortiert sind. Wenn wir, wie schon oben erwähnt, die nicht unterscheidbaren *E. amboënse* Schinz, *E. Heudelotii* N.E.Br., *E. longirostrum* Alv. Silv. und *E. bilobatum* Morong mit ihm vereinigen, so erhalten wir eine im weitesten Sinne eurytope Art, die dann jedem der soeben durchgesprochenen Gebiete noch als reduzierter Typus zuzurechnen wäre.

Da fast alle übrigen Arten der Gattung durchaus gleichwertige, wohl unterschiedene Typen darstellen, so ergibt die Statistik ein ziemlich unverzerrtes Bild der uns interessierenden Verhältnisse, die in der nachfolgenden Tabelle noch einmal summarisch zusammengefaßt sind:

Gebiet	Arten zusammen	Davon mit trimeren Blüten	Arten mit progressiven Blütenmerkmalen		
			absolut	in Proz. aller Arten	in Proz. der Arten mit trimeren Blüten
Amerika	67	46	3	4,5 %	6,5 %
Afrikanisches Festland	44	42	11	25,0 %	26,2 %
Maskarenen	13	12	4	30,8 %	33,3 %
Ost-Indien, Ceylon und Monsungebiet	54	53	38	70,4 %	71,7 %
Asien insgesamt	67	64	48	71,6 %	75,0 %
Australien	14	9	7	50,0 %	77,8 %

Es ergibt sich also, wie man sieht, ein ostwärts sehr viel größer werdender Reichtum an jüngeren Typen. Daß dies Material genügt, um eine allmähliche Wanderung der Gattung (eventuell erst vom afrikanischen Festlande aus) nach Osten wahrscheinlich zu machen, kann natürlich nicht schroff behauptet werden. Ich neige allerdings nach Überblickung des gesamten Tatsachenbestandes zu einer solchen Annahme. Ich glaube aber nicht, daß es Wert hätte, hieran nähere Hypothesen zu knüpfen. Man muß sich natürlich stets auch der Möglichkeit bewußt bleiben, daß einerseits eine Gattung auch in einem älteren Siedelungsgebiet noch eine nachträgliche reiche Entwicklung erfahren und dabei nach irgendeiner Richtung fortgeschrittene oder reduzierte Typen hervorbringen kann, und andererseits,

daß unter Umständen von 2 Arten heterophyletischen Ursprunges die progressiv entwickelte auch älter als die dem regulären Typus entsprechende sein kann.

Wir haben es bei Betrachtung der Verbreitung der ganzen Eriocaulaceen und der Gattung *Eriocaulon* im besonderen ja mit Tropengebieten zu tun, die meist noch ungenügend durchforscht sind. Es liegen deshalb überraschende Funde, welche die Verbreitung auch nach der genetischen Seite in ein anderes Licht rücken, durchaus im Bereich der Möglichkeit. Die uns heute bekannten und oben besprochenen Tatsachen dürften jedenfalls entschieden auf eine östliche Wanderung auch der Gattung *Eriocaulon* hindeuten, die sich als ursprünglichster Typus der Familie demnach in ihrem pflanzengeographischen Verhalten den an erster Stelle besprochenen jüngeren Paepalanthoideen anschließen würde.

Der Vollständigkeit halber sei noch darauf hingewiesen, daß die noch zu den Eriocauloideen gehörige Gattung *Mesanthemum* in gewisser Beziehung den progressiv entwickelten *Eriocaulon*-Arten zur Seite tritt. Sie ist ein nur durch seitliche eigenartige Verwachsung der Petalen der weiblichen Blüte abgeänderter Typus dieser Gattung. Sie fehlt in Amerika ganz und ist in sehr verschiedenen Teilen des tropischen Afrika und auf Madagaskar mit insgesamt 7 Arten (zu den in meiner Monographie genannten 4 kommen noch *M. tuberosum* Lec.[1]), *auratum* Lec. und *albidum* Lec.) verbreitet.

1) l. c. S. 598 f.